Dagfjärilslekar

PER-OLOF WICKMAN

Wickman, P.-O.: Dagfjärilslekar. [**Butterfly leks.**] - Ent. Tidskr. 117 (3): 73-85. Uppsala, Sweden 1996. ISSN 0013-886x.

Lekar kallas ansamlingar av hanar och honor på platser vilka särskilt används för parning. Bland insekter är det vanligt att lekarna finns vid väl synliga landmärken. Jag redovisar i denna uppsats resultat framförallt från många års forskning kring partnersöksbeteendet hos kamgräsfjärilen. Kamgräsfjärilar samlas till lekar vid höga träd och buskar. Här kämpar hanarna om några kvadratmeter stora revir. Olika hypoteser för att förklara uppkomsten av lekar prövas. Resultaten tyder på att lekbeteendets uppkomst hos denna art ytterst har avgjorts genom selektion på honornas parningsbeteende.

P.-O. Wickman, Zoologiska Institutionen, Stockholms Universitet, S-106 91 Stockholm, Sweden. (Nuvarande adress: Institutionen för matematik och naturvetenskap, Lärarhögskolan i Stockholm, Box 34103, S- 100 26 Stockholm, Sweden.)

Könsroller

Den som samlat fjärilar kan inte ha undgått att fundera över varför man hittar hanar oftare än honor. Detta kan tyckas egendomligt, eftersom det kläcks ungefär lika många individer av bägge könen. Men förklaringen har inget med skilda antal att göra, utan med att hanar vanligen är mer aktiva än honor. De flyger mer och är av den anledningen lättare att få syn på. Mer aktiva och iögonenfallande hanar är vanliga bland djur, något som redan Darwin (1871) observerade. Typiskt ägnar fjärilshanar merparten av sin tid åt att finna honor, medan honorna viger sitt liv åt att lägga ägg. Ofta uppvaktar hanarna urskillningslöst de till synes ointresserade honorna.

Det är inte svårt att ta reda på hur många gånger fjärilshonor parar sig. Hanarna överför vid parningen spermier och en del andra substanser i form av ett litet paket som kallas för en spermatofor. Denna förvarar honan i en behållare (bursa copulatrix) och kan dissekeras fram. Antalet gånger honorna hos en art parar sig är alltså lika med antalet spermatoforer i bursa copulatrix hos gamla och slitna honor. Honor av de flesta fjärilsarter parar sig bara en eller några få gånger (Svärd & Wiklund 1989).

Hanarna kan vanligtvis para sig oftare än vad honorna behöver. Ju fler honor en hane parar sig med, desto större avkomma lämnar han. För en hona räcker generellt spermierna från en parning till alla ägg. Honor av vissa arter kan visserligen bilda fler ägg genom att utnyttja näring som hanen överför tillsammans med spermierna vid parningen. Men för en hona är ändå ökningen av antalet avkomma som resultat av ytterligare parningar begränsad. Detta orsakar intensiv konkurrens mellan hanarna om honorna, och det naturliga urvalet gynnar därför hanar som ägnar en stor del av sin tid att leta efter honor. Honorna gynnas däremot inte av att ägna sitt liv åt hanarna. Det naturliga urvalet främjar istället främst beteenden som leder till effektivare äggläggning.

Ekologi och partnersöksbeteende

Resonemangen kring könens grundläggande roller bildar bakgrunden till de evolutionära teorier som försöker förklara partnersöksbeteendet, d.v.s. hur och var könen träffas för parning (Thornhill & Alcock 1983, Davies 1991). Enligt dessa teorier borde man förvänta sig en viss följd av orsakssam-

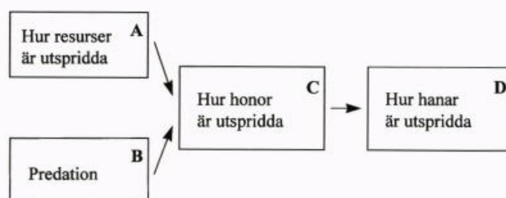


Fig. 1. Honornas förmåga till förökning förväntas begränsas huvudsakligen av tillgången på resurser för äggläggning, medan hanarna förväntas begränsas främst av tillgången på honor. Därför tenderar honorna att vara utspridda över lämpliga biotoper (mer eller mindre ojämnt) på ett sätt som överensstämmer främst med hur deras resurser är utspridda - modifierat av predation, medan hur hanarna är utspridda tenderar att spegla var honorna finns. I denna modell görs ingen uttalad skillnad mellan hur honorna beter sig före och efter parningen. Fritt efter Davies (1991).

Female reproductive success is expected to be limited primarily by access to resources for egg-laying, whereas male reproductive success is expected to be limited primarily by access to females. As a result female dispersion (C) tends to depend on resource dispersion (A) -modified by predation (B), while male dispersion (D) tends to depend on female dispersion. In this model no explicit distinction is made between female behaviour before and after copulation. Adapted after Davies (1991).



*Fig. 2. Kamgräsfjärilen (**Coenonympha pamphilus**) med sin korta sugsnabel dricker nektar ur låga växter med grunda blomkalkar. Här besöker den sandvita (**Berteroa incana**). Timmernabben 21.8 1983. Foto: P.-O. Wickman.*

***Coenonympha pamphilus** with its short proboscis drinks nectar from low plants with shallow inflorescences. Here it visits **Berteroa incana**.*

band (Fig. 1). Ytterst är artens ekologiska livsbetingelser givna. Dessa leder till att honorna blir mer eller mindre utspridda, beroende på hur fördelningsmönstret gynnar enskilda honors överlevnad och äggläggning. Hanarna fördelar sig sedan efter var honorna finns och på det sätt som gynnar enskilda hanars utsikter att para sig. Om lämpliga äggläggningsplatser bara finns på vissa ställen, blir honorna tvungna att samlas där. Många trollsländors äggläggningsplatser är t.ex. begränsade till små vattensamlingar. Här måste honorna lägga ägg och här parar sig också sländorna. Den hane som honan parade sig senast med befruktar hennes ägg. Hanarna slåss om vattensamlingarna och det naturliga urvalet gynnar detta beteende eftersom dessa hanar också blir fäder till de ägg som läggs. Detta parningssystem kallas resursförsvar. Hanar kan också försvara honor mer direkt. Bland vissa grävsteklar och bin parar sig honorna bara en gång strax efter kläckningen, som sker inom små områden. De hanar som lyckas försvara dessa plättar får para sig med honorna. Ett sådant parningssystem kallas honförsvar.

Bland fjärilar är avgörande livsbetingelser dels larvens värdväxt, vilken honan ofta lägger ägg på, dels födokällor för den vuxna individen, t.ex. nektarväxter. Även platser för förpuppning skulle kunna koncentrera nykläckta honor, om förpuppning sker på särskilda platser. Fjärilarnas fördelning skulle också teoretiskt kunna påverkas av var risken att bli uppäten av rovdjur (predation) är störst. Enligt resonemanget i Fig. 1 bör således dagfjärilarnas partnersöksbeteende bestämmas främst av hur värdväxter och predation är utspridda (Rutowski 1991).

Bland fjärilar är det emellertid vanligt att både honorna och de växter de använder är så vitt utspridda eller vanliga att de inte kan försvaras av



Fig. 3. Kamgräsfjärilen föredrar torra, lågvuxna gräsmarker, ofta dominerade av fårsvingel och med gott om blommande örter. Lekarna är belägna invid större buskar och träd. Vickleby juni 1992. Foto: P.-O. Wickman.

***Coenonympha pamphilus** prefers dry grasslands, usually dominated by **Festuca ovina** and abounding in flowering herbs. Leks occur beside larger trees and bushes.*

hanar på ett effektivt sätt. Gräsfjärilar lever t.ex. ofta på marker där både nektarväxter och gräs förekommer på detta sätt. Det är också svårt att påvisa skillnader i predationsrisk mellan olika platser. Ändå samlas och slåss många arters hanar om vissa ställen. Ansamlingar av hanar och honor på platser vilka används för parning, men som honorna inte speciellt använder när de föder upp avkomma, kallas för lekar. Begreppet användes först på spelande fåglar som brushanar och orrar, men liknande beteenden finns alltså också bland insekter.

Jag ska här försöka förklara hur lekar bland dagfjärilar har formats genom evolution. I min forskning har jag kommit att arbeta främst med gräsfjärilar och särskilt med lekarna hos kamgräsfjärilen (*Coenonympha pamphilus*) (Fig. 2). Kamgräsfjärilar kan enkelt märkas med ett unikt nummer i vattenfast tusch på undersidan av bakvingen och sedan följas i timmar. Jag ska först visa att den här arten verkligen har lekar, och att hanarna inte samlas kring honornas resurser eller kläcknings-



Fig. 4. Honorna hos kamgräsfjärilen lägger äggen ett i taget, ofta på torra blad av fårsvingel. Timmernabben 21.8 1983. Foto: P.-O. Wickman.

***C. pamphilus** females lay eggs singly, often on dry **Festuca ovina** leaves.*

platser. Jag ska sedan behandla var kamgräsfjärilens lekar är belägna och om det på något sätt går att kasta ljus mer allmänt över vad som bestämmer huruvida lekar utvecklas hos en art eller inte. I forskningen kring kamgräsfjärilens partnersöksbeteende har jag haft hjälp av olika medarbetare, främst Enrique Garcia-Barros (Universidad Autonoma de Madrid), Peter Jansson och Christina Rappe-George.

Resurs- eller honförsvar?

Om kamgräsfjärilens parningssystem vore ett exempel på resursförsvar eller honförsvar, borde det finnas ett samband mellan var hanarna håller till och var värdväxter eller honor finns. Något sådant samband går dock inte att påvisa.

Kamgräsfjärilen lever på kortvuxna gräsmarker, där lämpliga värdväxter i form av olika gräs finns överallt (Fig. 3). Vanligen finns också nektarväxter rikligt utspridda. Kamgräsfjärilens honor parar sig ytterst sällan mer än en gång i början av sitt liv (Wickman 1986). Detta innebär att de vilda honor man stöter på i fält oftast redan är parade och i färd med att lägga ägg. En parad hona flyger vanligen sammanlagt bara några minuter per timme och endast några meter åt gången (Wickman 1986). Mesta tiden solar hon i lä nere mellan grästuvorna. Också under flygturerna håller hon huvudsakligen till i fältskiktet. Äggen läggs ett och ett, i genomsnitt ungefär ett per halvtimme, och ofta hamnar det på döda grässtrån (Fig. 4). Dagfjärilar använder synen när de ska hitta varandra. Dofter används främst vid närkontakt och hjälper antagligen till vid identifikation av artfränder och för bestämning av kön. Kamgräsfjärilshanarna har mycket svårt att hitta honorna nere i fältskiktet, även om de passerar bara någon decimeter ifrån. De har lättare att upptäcka honorna under deras korta flygturer. Men även denna förmåga är mycket begränsad. Hanarna upptäcker sällan andra flygande kamgräsfjärilar på längre avstånd än en meter. Hanarna uppvaktar både virginella och redan parade honor.

Systematiska inventeringar har visat att honornas resurser liksom de äggläggande honorna inte är koncentrerade någonstans (Wickman et al. 1995) (Fig. 5). Honorna är helt slumpmässigt glest utspridda över gräsmarkerna. Detta står i skarp kontrast till den mycket ojämna och klumpade förekomsten av hanar. Det finns således inget samband mellan var hanarna samlas och var honornas finns. Inte heller finns hanarna mer sannolikt där det är mer nektarväxter.

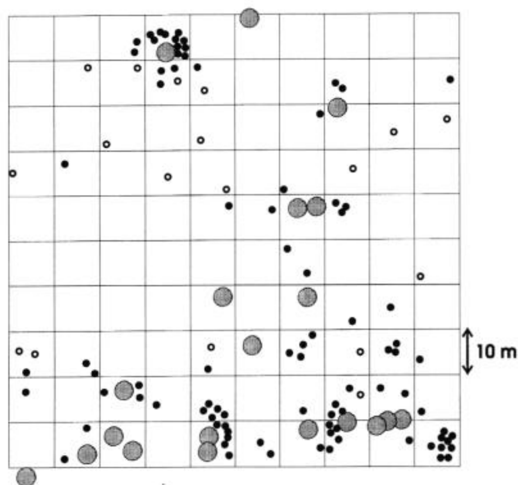


Fig. 5. Kartan representerar en hektar av Vickleby alvar på Öland. Området inventerades med avseende på kamgräsfjärilar vid sex tillfällen under maj, juni och juli 1990. Varje punkt representerar en observation av en hane (fyllda) eller hona (ofyllda). De större grå oregelbundna cirklarna representerar träd eller buskar högre än 3 meter. Runt om finns stora öppna gräsytor, vilket förklarar de relativt få honorna i undersökningsområdet.

The map shows a one hectare area of dry grassland on Öland which was censused for ***C. pamphilus*** *on six dates during May, June and July 1990. Each circle denotes one observation of a male (solid) or a female (open). Irregular, larger circles denotes trees or bushes taller than 3 meters. The area is surrounded by large open grasslands, which explains the relative scarcity of females in the censused area. (From Wickman et al. 1995, by permission of Oxford University Press.)*

Hypotesen att hanarna samlas där honorna kläcks måste också förkastas. Det vore ju möjligt att honorna lägger sina ägg på de platser där hanarna håller till, för att annars undvika dem. Eftersom larverna är tröga och rör sig lite, kommer förpuppningen att ske invid de platser där äggen läggs. Äggläggningsplatserna är alltså möjliga kläckningsplatser för honor. När vi följde äggläggande honor kunde vi dock konstatera att honorna inte föredrar att lägga ägg där hanarna samlas



Fig. 6. Med julgranar av plast undersökte vi betydelsen av ett landmärkes höjd respektive bredd för dess förmåga att locka till sig hanarna av kamgräsfjärilen. I uppställningen ovan undersöktes breddens betydelse med hjälp av ett ensamt träd i jämförelse med tre träd intill varandra. Vickleby juni 1991. Foto: P.-O. Wickman.

*We made experiments with plastic Christmas trees to examine how landmark attractiveness to **C. pamphilus** males depended on landmark height and width. Here we examine the significance of tree width by comparing the number of males attracted to a single tree as compared to three trees in a group.*

(Wickman et al. 1995). Som redan framgått läggs äggen allt eftersom honorna flyger fram. För att vara riktigt säkra på att honorna inte kläcks på hanarnas lekar, täckte vi dessutom under två veckor av flygtiden 25 m^2 av två populära lekar med burar. Om honor kläcks på lekarna skulle de på detta sätt fångas i burar och kunna räknas. Inte en kamgräsfjäril kunde dock noteras i burarna, trots kontroll dagligen. Uppenbarligen kan ansamlingarna av hanar hos kamgräsfjärilen förklaras varken som resurs- eller honförsvar.

Landmärken

Hanarna samlas inte ute på öppna fältet, utan föredrar träd och buskar (Wickman 1985b, Wickman et al. 1995). Ju högre ett träd är, desto fler hanar finner man. Attraktiva träd är också breda på mitten, men smala nertill, något som antyder att både form och storlek är viktig. Detta bekräftades både vid inventeringar och experiment med julgranar av plast (Fig. 6). Vid små ensamstående buskar om en halvmeter finns bara enstaka hanar, medan välvuxna träd kan ge plats åt tiotalet. Skogsbryn tycks locka bara om det finns något högre träd som skjuter upp högt över de andra.

Resultaten tyder på att träden fungerar som landmärken, vilka syns och lockar till sig kamgräsfjärilar över större avstånd än de annars kan upptäcka varandra på. Våra resultat antyder att attraktiva landmärken är mörka träd som tydligt avtecknar sig med ljus himmel runt om (formen) över stora avstånd (storlek). Försöken med plastgranarna stöder också att omgivningen har liten betydelse för ett landmärkes attraktionskraft, så länge det står i en biotop som allmänt är lämplig för kamgräsfjärilen.

Hur beter sig hanarna på lekarna?

En hane på en lek sitter mesta av tiden på marken eller i fältskiktet (Wickman 1985a). Ibland lyfter han spontant och flyger runt inom ett område som brukar vara några till ett tiotal kvadratmeter stort (Fig. 7). Ofta landar han intill det ställe han lyfte ifrån. Han flyger upp mot allt som passerar över honom och som bara det minsta påminner om en artfrände. Det kan vara ett fallande löv eller en slängd sten. Om det är en hona, blir ofta en uppvaktning på marken följden. Om det istället är en annan hane, kan det bli en några sekunder lång jakt, där inkräktaren jagas ut. Det kan också uppstå en längre sammanstötning, med hanarna tumlande runt varandra i luften. Sådana danser kan ibland vara över fem minuter. Ofta förblir den ursprungliga innehavaren kvar, men inte alltid. Hanarna tycks alltså försvara revir. Vid ett större landmärke kan det finnas flera mer eller mindre diffusa revir intill varandra (Wickman et al. 1995).

Idag är det inte många som betvivlar att hanarnas danser är revirstrider. Man kan dock fråga sig hur fjärilar kämpar med varandra (Wickman & Wiklund 1983, Wickman 1985a). Jag har inget definitivt svar, men dock en hypotes. Fjärilar måste ha små möjligheter att fysiskt skada varandra. Men drabbningarna kan ändå vara uthållighetskamper. På lekarna tycks vissa lägen bättre än andra, och hanarna sitter nästan alltid på läsidan i sol (Wickman et al. 1995). Eftersom en hane inte ser vad det är som passerar över honom, måste han flyga fram och lukta. Det kan ju vara en parningsvillig hona. Två hanar kan således inte finna vila i samma revir. Enda sättet för en utmattad hane att

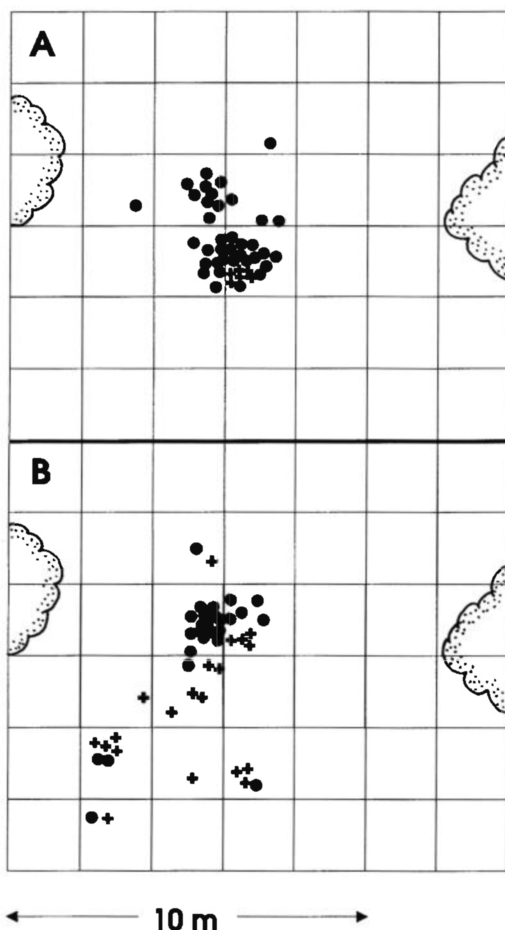


Fig. 7. Exempel på en kamgräsfjärilshanes revir under två timmar på förmiddagen (A:09.07-10.07; B: 10.07-11.07). Varje punkt anger var hanen landat för att vila sig mellan flygturerna. Ett kors visar var hanen druckit nektar ur en blomma. En enbuske finns till vänster och en tall till höger om reviret.

*A territory of a **C. pamphilus** male during two morning hours (A:09.07-10.07; B: 10.07-11.07). Each solid circle represents a single perching occasion and a cross a single nectar feeding bout. The territory is situated by a juniper bush (left) and a pine tree (right).(From Wickman 1985a, by permission of Springer-Verlag.)*

inte dras in i nya tummeldanser med en annan, mer uthållig hane är således att leta efter honor utanför reviret.

Alla hanar sitter inte vid landmärken (Wickman 1985a). Det finns också de som flyger på öppna fältet och söker av stora områden. De kallas patrullerande till skillnad från de stationära på reviren (se nedan). Ibland passerar de en lek och kan bli indragna i strider. Enskilda hanar kan också byta beteende. Mitt på dagen, framförallt när temperaturen i skuggan överstiger 25°C, kan revirhållande hanar lämna lekarna för att patrullera i omgivningen med landmärket som bas. Detta rastlösa beteende vara sällan mer än ett par timmar. Enskilda hanar använder ofta samma revir i en vecka. Rekordet är 33 dagar.

Backkröning

Vid kamgräsfjärilens landmärken finns inga koncentrationer av honor eller värdväxter, som förklarar varför hanarna finns där. Honorna verkar dessutom passera landmärkena relativt sällan. Det kan därför verka konstigt att anta att hanarna samlas kring träden för parning.

Ett klassiskt exempel på lekar bland insekter är vad amerikanerna kallar ”hilltopping”. Fenomenet verkar vanligare på sydligare breddgrader, men förekommer också i Sverige (Fig. 8). Trots det finns lite publicerat på svenska i ämnet, och någon bra svensk term saknas. Langer (1969) använde excelsiorkomplexet, en långsökt beteckning som aldrig fick något genomslag varken här eller i amerikansk litteratur. Jag föreslår istället backkröning. (Detta emedan ett backkrön betecknar toppen av en höjd och eftersom ordstammen krön naturligt låter sig böjas till olika ordklasser.) Fenomenet innebär att hanarna samlas kring toppen av höjder, ofta kombinerat med revirbeteende (Alcock 1987). Honor syns sällan på höjderna och ännu mindre parningar. I många fall saknas helt resurser uppe på krönen. Istället verkar de fungera som landmärken.

I ljuset av teorin om det naturliga urvalet vore det orimligt att anta att hanarnas beteende gentemot landmärken inte skulle ge utbyte i parningar. Om dessa hanar inte parade sig, skulle detta komplicerade beteende snabbt selekteras bort och ersättas av partnersök på annat håll. Man har därför antagit att parningar syns så sällan, därför att arterna är långlivade samt parar sig snabbt och sällan. Många arter är dessutom relativt sällsynta. Men för att säkert kunna påstå att det rör sig om lekar behövs trots allt observationer av parningar.



Fig. 8. Under två somrar studerade jag backkröning hos svingelgräsfjärilen på den här bergknallen på Tjörn (Wickman 1988). Den användes som mötesplats också av tistelfjäril, amiral, nässelfjäril, sandgräsfjäril, vitgräsfjäril, makaonfjäril samt olika arter av flugor och steklar. Många av dessa arter backkrönar bara vid varmt väder, och kan hittas på andra mötesplatser vid sval väderlek. Skärhamn, 1985. Foto: P.-O. Wickman.

During two summers I studied hilltopping in ***Lasiommata megera*** *on this hill on the Swedish west coast (Wickman 1988). It was used as an encounter site also by* ***Cynthia cardui, Vanessa atalanta, Aglais urticae, Hipparchia semele, Lasiommata maera, Papilio machaon*** *and several species of dipterans and hymenopterans. Many of these species hilltop only during hot weather and use other encounter sites during cool weather.*

Var parar sig honorna?

Eftersom fjärilsparningar är relativt tidskrävande, ökar chansen att se dem. En kamgräsfjäril parar sig vanligen mellan 10 och 30 minuter (Wickman 1985b). Den är också en vanlig art. Ändå tar det tid att samla observationer. Under två års systematiska inventeringar räknade jag till sammanlagt 13 parningar. De behövde därför kompletteras med experiment med uppfödda honor. Jag släppte nykläckta honor i fält, där vilda honor observerats lägga ägg, och följde dem tills de parade sig. Tillsammans med inventeringar av hur stor andel av hanarna som finns på lekarna, kunde jag skatta huruvida en plats på en lek betalar sig i parningar. Resultaten antyder att stationära hanar vid landmärkena i genomsnitt parar sig med fyra gånger fler honor än de som patrullerar utanför. Uppenbarligen uppfyller kamgräsfjärilen kriterierna för en lekande art.

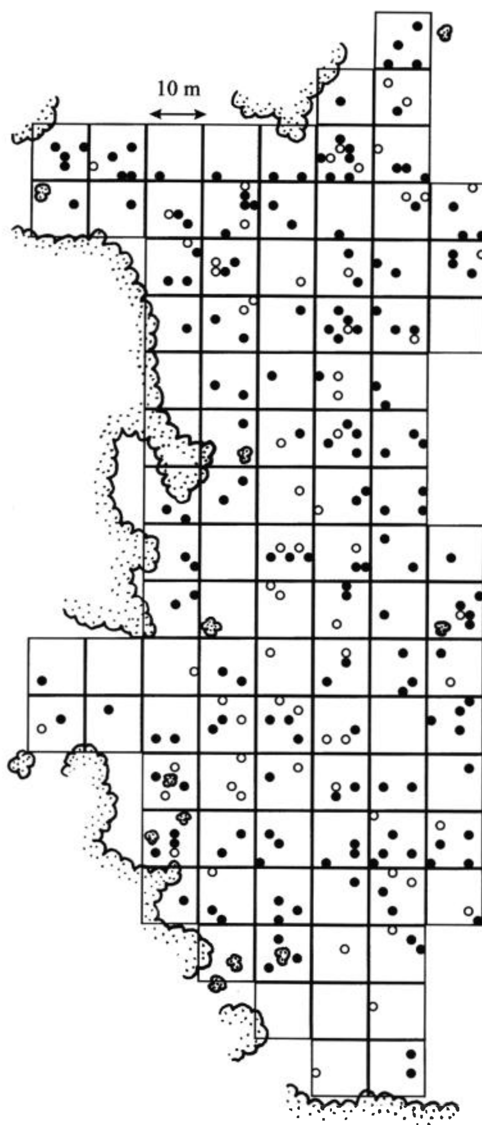


*Fig. 9. Kartan representerar en hektar av en betad s.k. mosse på Öland. Området inventerades systematiskt med avseende på starrgräsfjärilar (****Coenonympha tullia****) vid fyra olika tillfällen under juni och juli 1990. Varje punkt representerar en observation av en hane (fyllda) eller hona (ofyllda). Vegetation högre än tre meter är angiven.*

The map shows a one hectare area of wet grassland on Öland which was censused for ***Coenonympha tullia*** *on four dates during June and July 1990. Each circle denotes one observation of a male (solid) or female (open). Vegetation taller than 3 m is shown.*

Patrullerande arter

Stationära hanar och revirstrider finns inte hos alla fjärilsarter. Vissa arters hanar patrullerar istället oavbrutet. Hit hör kamgräsfjärilens släkting starrgräsfjärilen (*Coenonympha tullia*) (Wickman 1992a). Hanarna flyger mest och lämnar ständigt nyss besökta platser bakom sig. När två hanar passerar varandra flyger de samman, men flyger åt olika håll redan efter några sekunder. De är också slumpmässigt utspridda över de våta gräs- eller halvgräsmarker där de förekommer, och några lekar uppstår inte (Fig. 9).

Traditionellt indelar man fjärilar i stationära (perching) och patrullerande (patrolling) arter (Scott 1974). Hanar bland stationära arter sitter mest, medan patrullerande huvudsakligen flyger. Många arter kan klassificeras i dessa grupper. Några är dock svårare att placera (Rutowski 1991, Wickman 1992b). En lekande art som kamgräsfjärilen är huvudsakligen stationär, medan den icke lekande starrgräsfjärilen är patrullerande. Som redan nämnts förekommer emellertid bägge beteendena hos kamgräsfjärilen. Pärlgräsfjärilens (*C. arcania*) hanar kan också vara stationära, men till synes mer sällan än hos kamgräsfjärilen. Andra arter samlas vid landmärken, men patrullerar mer eller mindre oavbrutet vid dessa. Hit hör vissa backkrönande pierider och papilionider. Också den bruna gräsfjärilen (*C. hero*) verkar bete sig på detta sätt vid skogskanter (egna opublicerade observationer). Lekar finns således både bland patrullerande och stationära arter.

Om man är medveten om svagheterna, kan indelningen vara ett användbart sätt att beskriva partnersöksbeteendet hos hanarna. Klassifikationen som sådan är dock huvudsakligen deskriptiv, och därmed egentligen inte teoretiskt motiverad. Den förbiser dessutom honornas beteende som en avgörande del av fjärilarnas parningsbeteende. Kring begreppet lek finns däremot en väl utvecklad teoribildning som behandlar uppkomsten av både hanars och honors preferenser att para sig på bestämda platser.

Hur uppstår lekar?

Det är inte lika lätt att förstå varför lekar uppkommer, som att förstå varför hanar samlas där honorna redan är koncentrerade kring resurser (se Thornhill & Alcock 1983, Höglund & Alatalo 1995). Enligt en hypotes finns lekarna längs de flygvägar honorna använder vid födosök och äggläggning. Där dessa vägar korsas har hanarna störst chans att stöta på en hona. Enligt denna hypotes bör man förvänta sig att kamgräsfjärilshonorna flyger från landmärke till landmärke under

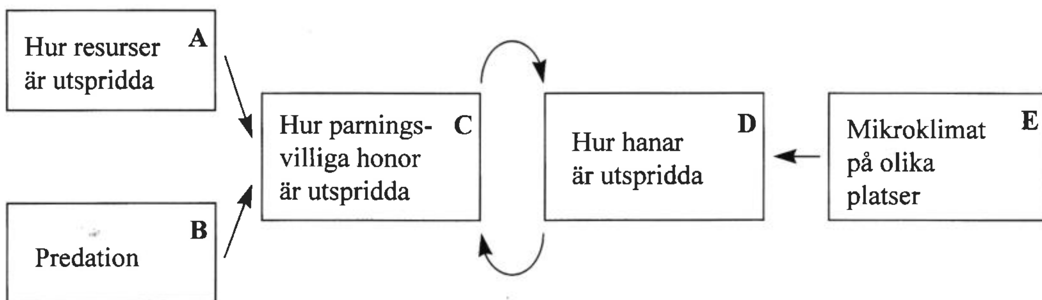


Fig. 10. När de resurser som honorna behöver är jämnt utspridda och predationsrisker inte får honorna att samlas på särskilda ställen, samt om partnersöket kan vara tidskrävande, bör man förvänta sig att parningsvilliga honor söker sig till platser där de har större chans att träffa samman med en hane, t.ex. beroende på variationer i mikroklimat. Bland lekande insekter torde dessa villkor vara vanliga, och Fig. 1 bör därför kompletteras.

When the resources females need are evenly dispersed and when predation does not aggregate females, and when mate-searching may be time-consuming, receptive females are expected to seek out places where they improve their chances of encountering a male, for example where microclimate is more optimal. Among many species of lekking insects these conditions should be met with, and Fig. 1 should be supplemented accordingly (C: Dispersion of receptive females, E: Microclimate distribution).

äggläggningen. Eftersom de inte stannar där, är detta svårt att påvisa med inventeringar. En sådan förklaring kräver alltså inte att honan uppvisar något särskilt partnersöksbeteende. Hanarna finns helt enkelt på de platser som honorna använder för orientering vid äggläggningen. Denna förklaring skulle vara förenlig med synsättet i Fig. 1.

En annan hypotes betonar att honor bör bete sig olika före och efter parningen. Honor bland kortlivade insekter bör gynnas av att para sig så fort som möjligt. Ju tidigare de parar sig desto fler ägg hinner de lägga innan de dör. Urvalet förväntas därför främja ett effektivt partnersöksbeteende också bland honor. Nykläckta honor som besöker ställen där det är större chans att hitta en hane parar sig fortare. Lekar skulle i så fall uppkomma på platser som de *oparade* honorna besöker, medan det inte skulle behöva finnas något samband med var de *parade* honorna finns. Om detta stämmer, behöver Fig. 1 kompletteras med betingelser som begränsar hanarnas aktivitet liksom med en pil från hanar till honor (Fig. 10). Dessa omständigheter bör får allt större vikt ju mindre predatorer och resurser koncentrerar honorna till vissa platser. Parningsvilliga honor gynnas då av att leta på platser där det är större chans att träffa ihop med hanar. I ett blåsigt öppet landskap kanske det finns större chans att hitta en aktiv hane i lä vid buskar och träd. Dessa syns över längre avstånd och kan fungera som landmärken.

Eftersom pilarna mellan könen är dubbelriktade, uppstår en evolutionär återkoppling mellan var honorna och hanarna föredrar att para sig (Parker 1978). Individer av båda könen, som besöker samma platser, gynnas av det naturliga urvalet; honorna parar sig snabbare och hanarna mer ofta. Hanarnas och honornas preferenser för att para sig vid landmärkena förstärker varandra genom ömsesidigt naturligt urval. Detta kan leda till att landmärkena som sådana kommer att användas som lekar, och delvis frikopplas från de betingelser (t.ex. mikroklimat) som först tenderade att koncentrera parningarna.

Vi testade de två hypoteserna genom att släppa ut både parade och oparade honor vid träd ute på Stora alvaret (Fig. 11) (Wickman et al. 1995). Det visade sig att parade honor är likgiltiga inför landmärken. De flyger lika ofta mot som ifrån landmärken, helt i överensstämmelse med vad man kan förvänta sig enligt slumpen. Oparade honor flyger däremot mot landmärken. De beter sig

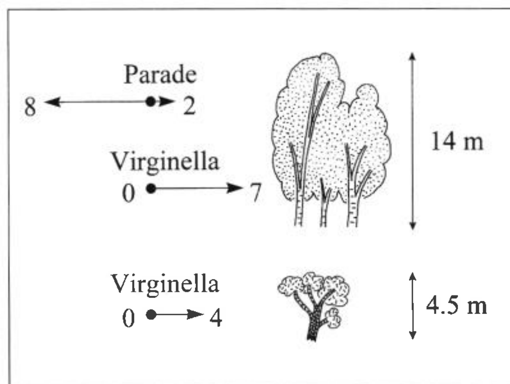


Fig. 11. Vi undersökte kamgräsfjärilshonors flygriktningar i förhållande till två naturliga landmärken av olika storlek (överst: en grupp björkar, nederst: en tall). Honorna släpptes 20 meter från dessa landmärken och följdes under 90 minuter eller tills de hade flugit 20 meter från utsläppsplatsen. Varannan hona släpptes norr om och varannan söder om landmärket. Man får följa honorna försiktigt hukande några meter vid sidan om dem i relation till landmärket. Utsläppen gjordes vid soligt väder med svag vind. Honorna flyger motvilligt vid hård vind. Virginella honors preferens att flyga mot landmärken är signifikant. Parade honor är däremot likgiltiga (Wickman et al. 1995). En hona ansågs ha flugit mot ett landmärke bara om hon fanns inom en triangel med spetsen i utsläppspunkten och basen genom landmärket (5 m längd på ömse sidor). Utifrån vinkeln i triangelns spets förväntades 14 % (övre fallet) respektive 10 % (nedre fallet) av honorna flyga mot landmärkena om de valde riktning slumpmässigt.

*We examined flight directions of **C. pamphilus** females in relation to two natural landmarks of different sizes (above: a birch assemblage, below: a pine). Females were released at a distance of 20 meters and were followed during 90 minutes or until they had travelled 20 meters from the point of release. Half of the females were released north of the landmark, half of them south of it. The females must be followed cautiously while crouching a few meters beside the butterfly in relation to the landmark. Releases were made during sunny and calm weather. Females fly reluctantly in strong winds. The preference of virgin females to approach landmarks is significant, whereas mated female are indifferent (Wickman et al. 1995). A female was considered to have approached a landmark only if she was within bounds of a triangle with its apex at the point of release and its base through the landmark (5 m long on each side). Apex angles predicted that 14 % (above) and 10 % (below) of the females, respectively, should approach the landmarks if their choice of flight direction was random.*

också annorlunda än de parade honorna (Wickman 1986). De oparade honorna flyger mer och inte så korta sträckor. När de når en lek börjar de kretsa några decimeter över fältskiktet. Detta beteende får de sittande hanarna att lyfta och närma sig honan. På en stor lek kan en hona få en svans av flera hanar efter sig i luften på detta sätt. Vid landningen uppvaktas hon av en eller flera hanar, varefter parning tar vid.

Resultaten visar att lekarna inte finns vid de korsvägar honorna använder som parade. Helt klart föredrar honorna dem bara för parning. Detta talar för att honorna ursprungligen började flyga mot landmärkena därför att det ledde till snabbare parning. Dessutom kanske de hittar en bättre hane på detta sätt, t.ex. en hane med bättre gener eller med högre fertilitet, som genom kamperna bevisat sin kvalitet. Denna fördel infinner sig dock först när detta beteende redan har utvecklats hos parningsvilliga honor. Det finns ingen anledning för hanarna att slåss om landmärkena förrän honorna infinner sig.

Båda dessa fördelar för honorna går att testa. En tidsvinst stöds av att virginella honor blir upptäckta av hanar betydligt snabbare än parade honor (Wickman 1986). Men honornas partnersöksbeteende är mer invecklat än huruvida de ska närma sig landmärken eller ej. För att förstå hur, måste man jämföra kamgräsfjärilens partnersöksbeteende med det hos närbesläktade arter. Detta kan ge antydningar om vilka beteendealternativ som funnits tillgängliga för det naturliga urvalet under evolutionen av lekarna.

Vinner en lekande hona tid?

Jämförande studier av starrgräsfjärilen har visat att tidsvinsterna för en kamgräsfjärilshona som besöker en lek inte är givna. Eftersom lekar inte förekommer hos starrgräsfjärilen, utan hanarna istället är jämnare utspridda, kan man fråga sig vad som skiljer de två arterna åt. Båda arterna lever på gräsmarker, där honornas värdväxter är lika utspridda. Starrgräsfjärilshonan parar sig också lika sällan och har lika små spermatoforer som kamgräsfjärilen. Den enda uppenbara skillnaden mellan dem är deras livslängd. Kamgräsfjärilar tycks i genomsnitt leva dubbelt så länge som starrgräsfjärilar (7 respektive 3 dagar). Starrgräsfjärilshonan borde därför ha mindre tid och därför mer bråttom att hinna hitta en hane (Wickman 1992a).

En virginell starrgräsfjärilshona lyfter och närmar sig alla möjliga insekter som passerar över henne. Därför blir hon snabbt upptäckt, uppvaktad och parad så snart en hane patrullerar förbi, ofta inom en halvtimme och i närheten av kläckningsplatsen. Oparade kamgräsfjärilshonor (liksom parade honor av båda arterna) sitter däremot stilla när hanar passerar och upptäcks därför inte lika lätt (Wickman 1992a).

Eftersom oparade kamgräsfjärilshonor sitter orörliga när hanar passerar, blir de mycket sällan upptäckta innan de når fram till ett landmärke och börjar cirkla över en lek. I genomsnitt flyger de därför ofta längre sträckor än starrgräsfjärilshonor och det tar längre tid innan de blir parade. Dessutom tycks kamgräsfjärilshonor oftare neka uppvaktande hanar parning (Wickman 1992a). Kamgräsfjärilshonor verkar således mindre beredda att para sig med vilken hane som helst.

Genom att i fält följa efter uppfödda, virginella kamgräsfjärilshonor och se hur ofta de passeras av patrullerande hanar innan de parar sig, har vi räknat ut hur mycket snabbare de skulle para sig om de betedde sig som starrgräsfjärilshonor (Wickman & Jansson manuskript). Dessa beräkningar antyder att kamgräsfjärilshonorna skulle kunna lägga åtminstone några procent fler ägg genom snabbare parning om de inbjöd till parning med passerande hanar. För den mer kortlivade starrgräsfjärilen är kostnaden större att uppskjuta parningen, och kanske förklarar detta varför denna arts honor beter sig på ett sätt som leder till parning i stort sett med första hane som passerar.

Hur uppstod kamgräsfjärilens lekar?

Med utgångspunkt i honornas beteende är det lätt att förklara varför kamgräsfjärilshanar till skillnad från starrgräsfjärilshanar samlas i lekar. Men detta förskjuter bara förklaringsbördan för lekarnas uppkomst till honorna. Synbarligen kan inte lekarna förstås utifrån hur ekologiska betingelser är utspridda i fjärilarnas biotoper. Istället måste en förklaring inbegripa varför den ena artens honor flyger mot passerande hanar, men inte den andras. En möjlig förklaring tycks vara att honornas livslängd påverkar kostnaderna med att leta efter en bättre hane, och därmed hur långt honorna flyger innan de parar sig.

Preliminära resultat antyder att benägenheten att flyga mot högre vegetation är gemensam för

oparade honor bland alla svenska arter av släktet *Coenonympha*, oberoende av om de leker eller ej. Detta beteende torde öka sannolikheten att de hittar en hane, eftersom dessa små fjärilars flygaktivitet ofta begränsas av mikroklimat (Wickman 1985a, Heinrich 1986). Arter med längre livslängd och mer diskriminerande honor kommer att säga nej till fler hanar på vägen till landmärkena. De kommer att flyga längre och därigenom gynna hanar vid landmärken. Detta leder till konkurrens mellan hanarna om dessa platser, vilket gynnar revirbeteende och lekar. Revirbeteendet ger honor som undviker att para sig någon annanstans än på leken en möjlighet att få en bättre hane. Detta kan leda till ett urval som motverkar att honorna ger sig till känna för hanar som flyger förbi (Fig. 12).

Denna hypotes går att testa genom jämförande studier, under förutsättning att släktskapen mellan arterna i släktet *Coenonympha* blir känd. En alternativ hypotes vore att tendensen att flyga mot skogskanter är en evolutionär rest hos denna grupp, en kvarleva från ett tidigare mer skogsbundet liv. I så fall skulle det vara de parade honorna som har förändrat sina preferenser, medan hanar och oparade honor fortfarande flyger mot träd och buskar. Det borde också undersökas om lekbeteende främst är knutet till arter med längre livslängd, eller om uppflogsbeteendet har formats av andra faktorer, t.ex. predationsrisken för olika beteenden hos honorna. Centralt i hypotesen i Fig. 12 står också antagandet att honor som parar sig med dominanta hanar på lekar gynnas av det na-

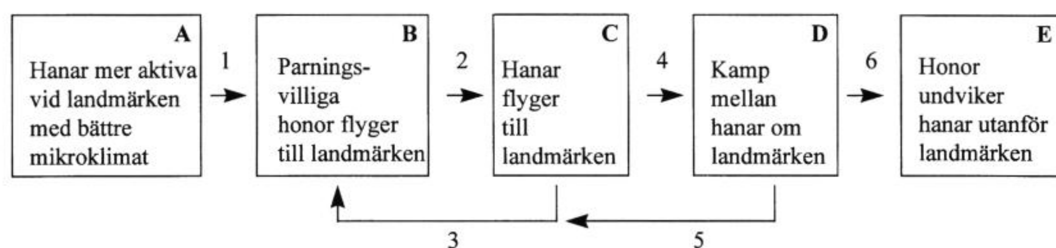


Fig. 12. En hypotes för evolution av landmärkesbundna lekar hos insekter. En pil anger att villkoret i en box resulterar i ett urvalstryck som gynnar villkoret i en efterföljande box. För att steg 2 ska vara möjligt krävs att honorna regelbundet når landmärken innan de parar sig. Detta blir fallet bland arter där de har svårt att bli upptäckta (genom sitt utseende eller beteende) eller där de är nogräknade i sitt val av hane. I släktet ***Coenonympha*** *verkar benägenheten att flyga upp mot passerande hanar och att dessutom para sig med den förste av dessa förhindra att lekar uppstår vid högre vegetation, trots att honor tenderar att flyga mot sådana platser. Detta tillstånd tycks representeras av starrgräsfjärilen. En längre flygsträcka skulle först kunna uppstå om honorna blir mer diskriminerande. Preliminära resultat från den bruna gräsfjärilen tyder på att dess honor flyger till skogsbryn och sätter sig där. De flyger upp mot passerande hanar, men vägrar en stor andel hanar tillträde. I en förlängning kan mer avgränsade landmärken utnyttjas som tillåter revirbeteende. I detta fall gynnas steg 6, som skulle representeras av pärlgräsfjärilen och kamgräsfjärilen där hanarna försvarar revir (särskilt kamgräsfjärilen), och honorna inte flyger upp mot hanar.*

A hypothesis for the evolution of landmark leks in insects. An arrow denotes that the condition of one box results in a selection pressure that favours the condition of the next box. A. Males are more active at landmarks with a more optimal microclimate. B. Receptive females fly to landmarks. C. Males fly to landmarks. D. Fights between males for landmarks. E. Females avoid males before reaching landmarks. For step 2 to occur, females regularly should reach landmarks before they mate. This will be the case among species where females are detected with difficulty (because of their behaviour or appearance) or where females are particular in their choice of males. In the genus ***Coenonympha*** *the tendency of receptive females to take off and approach passing males, besides accepting the first as a mate, appears to prevent leks from evolving beside higher vegetation, despite that females tend to fly toward such locations. This state seems to be represented by* ***C. tullia****. Females may travel further if they become more particular in their choice of males. Tentative results on* ***C. hero*** *suggest that receptive females go to wood edges and perch there. They take off and approach males, but turn down a large fraction of the courtship attempts. More restricted landmarks may then permit territorial behaviour to evolve. This favours step 6, whose result might be seen in* ***C. arcania*** *and* ***C. pamphilus****, where males are territorial (especially* ***C. pamphilus****) and females do not take off and approach males.*



Fig. 13. Under eftermiddagarna på våren samlas hanar av nässelfjäril, påfågelöga och körsbärsfuks längs solvända skogsbryn, där de kämpar med varandra om dessa mötesplatser. Här kan man ibland också hitta vinbärsfuks och sorgmantel, även om de mer föredrar att förlägga sina revir till gläntor i skogen. Citronfjärilen, som också övervintrar som adult, verkar inte ha några särskilda mötesplatser, utan hanarna patrullerar oavbrutet på jakt efter honor. Timmernabben april 1996. Foto: P.-O. Wickman.

During spring afternoons males of ***Aglais urticae, Inachis io*** *and* ***Nymphalis polychloros*** *assemble along sunny wood edges where they fight for ownership of these encounter sites. Also* ***Nymphalis antiopa*** *and* ***Polygonia c-album*** *may appear, although they usually set up territories in glades. In* ***Gonepteryx rhamni****, another adult hibernator, specific encounter sites do not seem to occur. Instead males patrol continuously in search for females.*

turliga urvalet. Stöd för detta börjar ansamlas för flera djurarter (Höglund & Alatalo 1995), men det vore av vikt att undersöka i detta speciella fall.

Slutord

Många dagfjärilars liksom andra insekters parningsplatser är visuellt väl definierade, t.ex. gläntor, backkrön, nakna jordfläckar eller skogskanter (Fig. 13). Ibland har man sett honor och antagit att parningsplatserna ligger vid honornas resurser eller vid honornas flygvägar till och från dessa resurser (Alcock 1987, Dennis & Shreeve 1988). I nästan alla dessa studier har man dock inte haft några kontroller för att se om honorna som parade besöker dessa platser oftare eller om de föredrar att flyga mot dessa platser mer än åt andra håll (Singer & Thomas 1992). Kamgräsfjärilens lekar ligger alltid på platser där honor kan lägga ägg, och många ägg blir också lagda där. Ändå finns det ingen benägenhet hos de parade honorna att föredra dessa platser, som förklarar lekarna belägenhet. Det är också tydligt att honorna byter beteende efter parningen. Detta torde vara fallet också hos andra arter i relativt homogena miljöer där könen har svårt att hitta varandra, d.v.s. under omständigheter som gynnar uppkomsten av lekar. Det har också visats för den backkrönande svingelgräsfjärilen (Wickman 1988). Det är rimligt att anta att under dessa omständigheter gynnar urvalet ett beteende hos honorna inför parningen som effektivt lokaliserar en lämplig hane. Landmärken kan därför ursprungligen vara förbundna med en ökad sannolikhet att träffa samman med hanar, t.ex. ett mer optimalt mikroklimat, antingen varmare (t.ex. gläntor) eller svalare (t.ex. backkrön) beroende på dominerande begränsningar av aktiviteten för arten (Wickman 1988).

Tack

Min forskning skulle inte blivit vad den är utan alla kolleger på avdelningen för evolutionär ekologi på Zoologiska institutionen; särskilt Christer Wiklund, som alltid håller dörren öppen.

Litteratur

Alcock, J. 1987. Leks and hilltopping in insects. – J. Nat. Hist. 21: 319-328.
Davies, N.B. 1991. Mating systems. – *In*: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). Behavioural ecology. An evolutionary approach. Oxford (Blackwell).
Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. London (Murray).
Dennis, R.L.H. & Shreeve, T.G. 1988. Hostplant-habitat structure and the evolution of butterfly mate-locating behaviour. – Zool. J. Linn. Soc. 94: 301-318.
Heinrich, B. 1986. Thermoregulation and flight activity of a satyrine, *Coenonympha inornata* (Lepidoptera: Satyridae). – Ecology 67: 593-597.
Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. Leks. Princeton (Princeton University Press).
Langer, T.W. 1969. Fjärilarnas beteende. Stockholm (LTs förlag).
Parker, G.A. 1978. Evolution of competitive mate searching. – Ann. Rev. Entomol. 23: 173-196.
Rutowski, R.L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. – Am. Nat. 138: 1121-1139.
Scott, J. A. 1974. Mate-locating behavior of butterflies. – Am. Midl. Nat. 91: 103-117.
Singer, M.C. & Thomas, C.D. 1992. The difficulty of deducing behavior from resource use: an example

from hilltopping checkerspot butterflies. – Am. Nat. 140: 654-664.
Svärd, L. & Wiklund, C. 1989. Mass and production rate of ejaculates in relation to monandry/polyandry in butterflies. – Behav. Ecol. Sociobiol. 24: 395-402.
Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge Massachusetts (Harvard University Press).
Wickman, P.-O. 1985a. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). – Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 233-238.
Wickman, P.-O. 1985b. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). - Anim. Behav. 33: 1162-1168.
Wickman, P.-O. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) and their behaviour in relation to male territories before and after copulation. – Anim. Behav. 34: 153-157.
Wickman, P.-O. 1988. Dynamics of mate-searching behaviour in a hilltopping butterfly, *Lasiommata megera* (L.): the effects of weather and male density. - Zool. J. Linn. Soc. 93: 357-377.
Wickman, P.-O. 1992a. Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. - Anim. Behav. 44: 141-148.
Wickman, P.-O. 1992b. Sexual selection and butterfly design – a comparative study. – Evolution 46: 1525-1536.
Wickman, P.-O., Garcia-Barros, E. & Rappe-George, C. 1995. The location of landmark leks in the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus*: evidence against the hot-spot model. – Behav. Ecol. 6: 39-45.
Wickman, P.-O. & Wiklund, C. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). - Anim. Behav. 31: 1206-1216.

Summary

Leks are aggregations of males and females at sites which primarily are used for mating. Among insects it is common that leks occur around conspicuous landmarks. Males of *Coenonympha pamphilus* aggregate around trees and bushes. Here males defend territories of a few square metres size. Other males appear unable to establish territories beside landmarks, and instead patrol between them. Sites where males assemble are not associated with any resources that females cannot find in abundance anywhere else in their habitat. Mated females do not use these places more often than expected by chance, they do not lay their eggs there and they do not use them as flyways. Instead females disperse their eggs randomly all over the grasslands they inhabit, and females normally eclose outside male aggregation sites. However, virgin females approach landmarks and solicit courtship from males upon arrival. This behaviour of females favours males beside landmarks, who have higher mating success than males patrolling between them. Taken together the results suggest that *C. pamphilus* is a lekking species. Additional results also show that females by visiting leks lose time and thereby incur fecundity costs. Hence, it appears likely that this costly behaviour is balanced by similar benefits, most probably by mating with better males (e.g. more fertile or with better genes).

Landskapsinsekter!

Vid SEF:s årsstämma 1996 beslutades att göra ett upprop om landskapsinsekter. Nu har du chansen att lämna förslag.

Kriterierna för val av insekt är enkla:
- insekten ska vara representativ för landskapet
- insekten ska helst fånga allmänhetens intresse

Varje lokalförening ska i första hand föreslå landskapsinsekter inom sitt "revir", men får givetvis föreslå insekter även för andra landskap. *Vi vill gärna ha in era förslag senast 1 april 1997.* Därefter skickar vi ut en sammanställning på förslagen. Om man får vara lite optimistisk kanske vi kan besluta om en slutlig lista på nästa årsstämma.

Förslagen skickas till SEF:s sekreterare: Håkan Ljungberg, Riksdalersg. 18, 414 81 Göteborg, tel. 031-41 33 54 (hem), 031-775 24 39 (arb.).